云 南 植 物 研 究 2010，**32**(2)：177～182
Acta Botanica Yunnanica DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.09208

植物排放甲烷的研究进展*

张秀君[1]，江丕文[1]，董 丹[1]，夏宗伟[2]
（1 沈阳大学生物与环境工程学院，辽宁 沈阳 110044；2 中国科学院沈阳应用生态研究所
陆地生态过程重点实验室，辽宁 沈阳 110016）

摘要：甲烷是一种重要的大气痕量气体，参与全球变暖和大气化学作用。传统上已知的甲烷生物排放源只有专性厌氧的原核生物即甲烷产生菌。然而近年来有研究发现，植物在好氧条件下能通过一种未知的机理排放甲烷，即非微生物机制产生甲烷。本文对植物排放甲烷的研究进展进行了综述，并提出了今后应加强研究的方面。

关键词：甲烷；植物；排放
中图分类号：Q 945 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010)02-177-06

Research Advances in Methane Emission from Plants

ZHANG Xiu-Jun[1], JIANG Pi-Wen[1], DONG Dan[1], XIA Zong-Wei[2]
(1 *The College of Biological and Environmental Engineering, Shenyang University*, Shenyang 110044, China;
2 *Key Laboratory of Terrestrial Ecological Process, Institute of Applied Ecology,
Chinese Academy of Sciences*, Shenyang 110016, China)

Abstract: Methane (CH_4) is an important atmospheric trace gas, contributing to global warming and atmospheric redox chemistry. Traditionally, the only known biologial source of methane was a limited group of obligate anaerobic prokaryotes called methanogens. However, a recent research repoted aerobic CH_4 emission from plants by an unrecognized, non-microbial mechanism. In this paper the study of methane emissions from plants was reviewed, and pointed out the directions for future research work in this field.

Key words: Methane; Plant ; Emission

甲烷（CH_4）是一种重要的生物源温室气体，源自生物的排放占大气排放总量的70%左右（Bouwman，1990）。目前，全球大气中CH_4的平均浓度为1.72×10^{-6} $\mu l\cdot L^{-1}$，每年以1.1%的比率增长。对全球变暖的贡献约为20%（Ramaswamy等，2001），仅次于二氧化碳（CO_2），位居第二，而且在百年的时间尺度上，以克分子计，它的全球增温潜势（GWP）是CO_2的23倍。因此，在温室气体研究中，CH_4一直占有重要位置。

大气中甲烷气体浓度的增加除了人类活动，如有机物燃烧、石油与煤矿开采、天然气泄漏及其它工业活动，更重要的来源是生物界。过去普遍认为，CH_4的唯一生物产生过程是在厌氧条件下，有机物经多种微生物发酵生成小分子物质（HCOOH、CH_3COOH、CO_2、H_2等）后，再经产甲烷菌作用生成的，其中最大来源是湿地、稻田、垃圾填埋场以及反刍动物消化系统。根据以前的估计，这些来源产生的甲烷占全世界每年排放的6亿吨甲烷的三分之二。然而，2006年德国科学家Kleeper等发现植物在好氧条件下也能产生CH_4，这一报道引起了国际社会的广泛

* 基金项目：国家自然科学基金资助项目（40875088）；辽宁省教育厅科技研究项目资助（20060581）
收稿日期：2009-10-17，2010-02-03 接受发表
作者简介：张秀君（1960—）女，教授，博士，主要从事植物生态生理研究。E-mail：xjzhang0545@sohu.com

关注，它不仅为全球 CH_4 循环找到了新的排放源，而且也对 CH_4 的产生机制提出了新的挑战。继 Keppler 之后，有关植物排放甲烷的研究开展了大量的研究工作，取得了一些成果，但仍处于初始阶段。本文仅就迄今植物排放甲烷的研究现状进行综述，并就今后一段时间应加强研究的方面提出一些建议。

1 碳循环

在碳循环中，二氧化碳位于氧化还原的一端，是碳的最高氧化形式。它不能再提供电子，而是潜在的电子受体。通常通过光合作用将其合成为葡萄糖从而进入碳循环。之后碳原子再转化成其他分子大小和复杂程度不同的有机分子，这些有机分子的氧化还原电位都是在二氧化碳和甲烷之间的中间体，它们可以再分解，给有机体提供能量。在有氧条件下它们能被彻底分解为二氧化碳和水，但在厌氧的条件下，有机物可能通过微生物的发酵作用而形成小的有机酸、醇和甲醛，厌氧发酵也能产生大量的氢气。在高度还原缺乏其他潜在的电子受体（硝酸盐、硫酸盐等）时，这些有机物能被转化成甲烷。一些产甲烷菌能以 H_2 作电子供体还原 CO_2 产生 CH_4，另一些则将小的有机酸分子进一步还原，从中获得能量。CH_4 在厌氧的条件下是很稳定的，但在有氧的条件下，能被甲烷氧化菌作为唯一的碳源和能源所利用，将其氧化为 CO_2，从而完成整个碳循环过程。

2 植物排放甲烷的发现

Keppler 等（2006）报道了植物（叶片或整株）在好氧条件下以迄今未知的机理排放显著量 CH_4 的研究结果。他们利用气相色谱和连续流动的同位素比率质谱仪对多种植物（C_3 和 C_4 植物）死亡和鲜活叶子的甲烷排放速率以及排放的甲烷的稳定碳同位素组成进行测定，结果发现即使在氧气充足的环境里，植物自身也会产生甲烷并排放到大气中。他们使用 ^{13}C 标记醋酸基质，排除了由厌氧微生物产生甲烷的可能性。并在实验室和自然条件下，观察到玉米和黑麦草的活体植物能释放甲烷，活的植物释放的甲烷量为 12－370 $ng g^{-1} dw h^{-1}$，是死亡植物的 10 到 1000 倍。当将植物暴露在阳光下时，甲烷的释放速度显著上升，由此估计全球每年由植物产生的甲烷约在 62－236 $Tg \cdot a^{-1}$ 之间，也就是占所有甲烷排放量的 10％到 30％，并指出其中最大部分（约三分之二）来自热带地区，因为那里的生物量最多（Keppler 等，2006）。此外，海德尔堡大学的研究小组根据卫星测量的数据发现热带雨林地区大气甲烷浓度异乎寻常的高，也为植物产生甲烷提供了最直接的证据（Frankenberg 等，2005）。

Lowe（2006）将植物好氧甲烷排放称为惊人的发现，原因主要有两个，一是 Keppler 等（2006）报道的植物排放甲烷是在正常生理条件下，即好氧条件下，并非是由微生物在厌氧条件下产生；二是估算的排放量大。这一发现将促进对全球甲烷排放清单的重新审核，同时有助于在理论和数据上解开一些气候变化中的迷惑问题。如上个世纪 90 年代以来大气 CH_4 浓度增速减缓很可能是由于那个时期全球森林特别是热带森林遭大面积砍伐的结果（Keppler 等，2006）。可以认为，植物排放 CH_4，不仅对工业革命以来的全球变暖作出“适度”贡献，而且对工业革命以前很长时间（特别是植物生产力发生急剧变化时）的气候变化的影响或许更大，因为那时温室气体没有人为排放源，而只有自然排放源。

总之，尽管目前科学家仍然不清楚植物产生甲烷的真正机理，也许这背后还隐藏有未知的反应机制，应用目前的知识还无法解释，或者说是一片全新的生物化学和植物生理学领域，但这一重大发现不仅对植物学界产生重要影响，而且有助于理解全球变暖和温室气体之间的关系。

3 植物排放甲烷的研究进展

3.1 植物排放甲烷的确证

自 Keppler 等报道植物在好氧条件下排放甲烷以来，对植物是否能排放甲烷进行了大量的研究，最初对这一事实还存在争议。一些研究者在好氧条件下没有观察到实质性的植物排放甲烷（Dueck 等，2007；Beerling 等，2008；Kirchbaum and Walcroff，2008；Nisbet 等，2009）；例如：Kirschbaum and Walcroft（2008）在蒿属植物（*Artemisia absinthium*）中没有观察到甲烷排放。Dueck and van der Werf（2008）提出

在田间条件下，大多数植物不能活跃地排放甲烷。也有的认为 Keppler 等对植物排放 CH_4 的年排放总量的估算值偏高。Dueck 等（2007）报道了植物排放甲烷的最大限度仅为 Keppler 等估算值的 0.3％；Ferretti 等（2007）应用同位素技术，估算全球植物排放甲烷约为 0－176Tg • a^{-1}，而 Kirschbaum 等（2006）的估算结果为 10－60 Mt • a^{-1}。

Sanhueza and Donose（2006）发表了 *Trachypogon* sp. 排放 CH_4 的研究结果。一些其他研究者也通过实验，在好氧条件下检测到了植物组织或成分的甲烷排放；利用同位素标记技术的几项研究结果也证实了由植物组织或成分排放的甲烷是来源于植物而不是微生物（Keppler 等，2008；Wang 等，2008）；随后田间观察（do Carmo 等，2006；Crutzen 等，2006；Sachueza and Donoso，2006；Sinha 等，2007；Cao 等，2008）和卫星资料（Frankenberg 等，2005，2008；Miller 等，2007）进一步为植物好氧甲烷排放提供了直接证据。我国学者，Wang 等（2008）确证小叶锦鸡儿和 *Achillea frigida* 等多种植物在好氧条件下能自身产生和排放甲烷。

至此，陆生植物自身能产生和排放 CH_4 得到了广泛、坚实的科学实验结果的支持。它清楚地表明，植物作为陆地生态系统的重要组成部分，在陆地生态系统—大气间的气体交换中起着令人着迷但以前不曾考虑到的作用（Keppler 等，2006）。

3.2　植物排放甲烷的普遍性

在对植物排放甲烷是否具有普遍性这一研究中，结果也存在较大差异。Wang 等（2008）对温带内蒙古草原（Inner Mongolia）44 种植物地上部分进行研究的结果表明，在测试的 10 种水生草本植物中，有两种植物（*Glyceria spiculosa* and *Scirpus yagaras*）从茎而不是从离体叶排放甲烷；34 种旱生植物中，9 种灌木有 7 种从离体叶而不是茎排放甲烷，25 种草本植物不排放甲烷；水生草本植物（*S. yagara*）排放甲烷的 $\delta^{13}C$ 测定结果表明，其排放的甲烷极可能是由土壤微生物代谢所产生的；灌木中的蒿属植物 *Artemisia frigida* 显示了最高的甲烷排放速率，其离体茎叶连续排放相对高的 $\delta^{13}C$，表明甲烷是在好氧条件下直接从植物组织排放。据此他们推测，在旱地生态系统，木本植物的好氧甲烷排放可能较为重要，对全球变化起着重要作用，而在内蒙古草原，木本植物相对较少，因此，植物好氧甲烷排放在这个地区可以忽略不计。与此结果相反，Cao 等（2008）在对青海－西藏高原植物群落的研究中，发现牧草释放甲烷而灌木消耗大气甲烷。Kirschbaum and Walcroft（2008）从蒿属植物中没有观察到甲烷排放，完整的玉米苗消耗大气甲烷，其他六种不同植物以较低的速率（0.03－0.37ng g^{-1} d. w. h^{-1}）排放甲烷。在对蒿属 10 种植物排放甲烷的研究中，Wang 等（2008）发现不同植物排放甲烷有显著的差别，一些种类在任何情况下，均不能检测到甲烷排放，表明植物甲烷排放具有高度的不确定性，与植物种类有关。所以以整个植物生物量进行估计是比较困难的（Keppler 等，2006；Butenhoff and Khalil，2007）。

3.3　植物排放甲烷的机理

在植物排放甲烷的机理研究中，大量研究结果证明，一些湿地植物（水生植物）可以通过体内的通气组织传输土壤中由微生物产生的甲烷（Schimel，1995；Rusch and Rennenberg，1998；Terazawa 等，2007；Cao 等，2008；Sharkawi 等，2009）。这种贡献估计达总通量的 90％（Shannon 等，1996）。Cao 等（2008）在对其实验结果的解释中指出，青藏高原土壤水含量比内蒙古草原高，这可能导致高山牧草的通气组织发达（He 等，2007），而高原灌木体内没有发达的通气组织，因此，不排放甲烷。之所以消耗甲烷是因为植物叶表面一些活的微生物氧化大气甲烷的结果。然而也有的研究者发现植物排放甲烷既不是吸附－解吸作用也不是储存在植物细胞间隙的甲烷的释放（Kirschbaum 等，2007；Kirschbaum and Walcroft，2008；Vigano 等，2008）。

环境胁迫（如紫外线辐射、升高温度、物理损伤及缺氧等）是影响植物好氧甲烷排放的重要因素（Wang 等，2008）。

一些研究发现植物甲烷排放速率受环境因素的影响。紫外线辐射和温度是控制植物甲烷形成的重要因素（Vigano 等，2008）。植物排放甲烷的速率随紫外线辐射强度增大而增加（Keepler

等，2006；McLeod 等，2008；Vigano 等，2008；Messenger 等，2009）。Vigano 等（2008）用紫外线照射和（或）加热处理干的和离体的新鲜植物材料，均有显著的甲烷排放；紫外线辐射导致植物瞬间的甲烷排放，这一结果表明植物排放甲烷是直接的光化学过程；此外，植物甲烷排放潜力随辐射时间的延长而增大。在有氧存在时紫外线诱导的植物甲烷容易产生且普遍存在。Jamie（2007）将热带普遍存在的一种植物——香蕉树（*Musa acuminate*）叶剪碎，分别置于光强为300 mmol/dm^2和暗处，30℃培养 24 h，结果发现光下有显著的甲烷排放，排放强度达 2.08（～3.35/7.77）$ngg^{-1}dwh^{-1}$；在暗处没有统计学上的甲烷排放。由此他们得出结论，植物好氧甲烷排放可能受光的控制。Bruggemann 等（2009）在排除了微生物产生甲烷的干扰，观察到杨树苗培养物在低光下，以很低的速率排放甲烷，由此推测气温较低或北方地区植物甲烷排放对全球甲烷排放起着微小的作用。Nisbet 等（2009）认为植物不含有已知的合成甲烷的生物化学途径，在高紫外线胁迫条件下，植物材料的自然分解可能导致植物释放甲烷。紫外线辐射并不是唯一的影响因素，高温也能刺激植物排放甲烷（Keppler 等，2006；Vigano 等，2008）。Keppler 等（2006）报道植物排放甲烷对温度变化很敏感，当温度在30～70℃之间，每升高 10℃，甲烷浓度几乎翻倍，表明植物排放甲烷是非酶参与的过程。此外，物理损伤和（或）缺氧也能促进植物排放甲烷（Wang 等，2008；Ghyczy 等，2008）。Wang 等（2008）的研究结果显示，在暗处，植物甲烷排放与其所受物理损伤程度相关。在有氧和缺氧条件下，发现植物排放甲烷的速率有显著差别，估计很可能是由于氧气浓度不同所致；缺氧导致植物体内有毒代谢产物的积累，使呼吸作用底物缺乏，从而影响植物体内能量的产生，旱生植物（如蒿属植物 *Artemisia frigida*）对缺氧胁迫更为敏感（Wang 等，2008）。

大多数研究者认为植物好氧甲烷排放可能与细胞壁降解有关。Keppler 等（2006）最初指出某些植物的好氧甲烷的产生可能与果胶有关，进一步研究揭示果胶的甲基是大气甲烷的前体物质（Keppler 等，2008）；果胶是大多数植物细胞壁的重要结构成分，在厌氧条件下，由能分泌果胶酶的微生物将其分解成甲醇，同时伴有甲烷产生（Ollivier and Garcia，1990）。紫外线辐射会引起植物果胶产生甲烷（McLeod 等，2008），这可能是因为紫外线引起的自由基化学作用过程（Sharpatyi，2007）。Ghyczy 等（2008）认为植物排放甲烷可能是在短暂缺氧条件下，由带有甲基的维生素 B 复合体或线粒体化合物释放甲烷所致。McLeod 等（2008）提出了活性氧（ROS）可能在植物甲烷形成中起作用，所以植物好氧甲烷排放可能受 O_2或任何导致 ROS 产生的其他任何胁迫作用的影响。生理胁迫作用将导致植物体内 ROS 增加，包括 H_2O_2、O_2^-、HO_2、OH、$^1O_2$。ROS 劈开特定反应部位的聚合链（Scandalios，1993；Fry，1998；Schweikert 等，2002；Cheng 等，2008），当 ROS 劈开植物细胞壁的木质素或果胶的甲基时，植物会释放甲烷（Keppler 等，2008；McLeod 等，2008）。Messenger 等（2009）添加能消耗活性氧（ROS）的化学药品，强烈地抑制紫外线诱导的果胶释放甲烷；将 ROS 加到果胶中，即使在暗处也有甲烷排放产生，因此，他们认为诱导植物甲烷排放的因素除了紫外线以外还可能有其他因素（Messenger 等，2009）。Wang 等（2009）考察了物理损伤对植物甲烷排放的影响，结果表明：在好氧条件下，物理损伤（如剪碎植物）能刺激蒿属植物 *A. frigida* 新鲜细枝排放甲烷，剪得越碎排放越多；此外缺氧也能促进剪碎和未剪碎的植物细枝排放甲烷，并且，与未剪碎的植物相比，剪碎植物的甲烷排放对缺氧胁迫更为敏感。因此，Wang 等（2009）认为典型的物理损伤会导致植物细胞壁降解，这种降解可能刺激活性氧（ROS）的形成或降低对活性氧的清除。增强活性氧（ROS）的活力能促进植物排放甲烷，这一现象说明了植物排放甲烷可能是对物理损伤和其它胁迫所产生的一种反应，这一反应过程导致植物甲烷排放增加。各种环境胁迫能刺激多种植物排放甲烷，包括气候变化、平流臭氧降低，增加地表臭氧、植物害虫的传播、土地利用改变均能引起全球范围更多的植物胁迫，将会潜在地刺激植物排放更多的甲烷（Wang 等，2009）。

总之，目前对植物好氧甲烷排放的机理尚不十分清楚，但大多数研究者普遍认为可能存在两种机制：一种是植物起传输作用。即植物不能自己产生而是通过植物的通气组织传输由土壤微生物产生的甲烷；另一种认为环境胁迫可能诱导了植物体内产生 ROS，引起植物材料分解，从而释放甲烷。

4　结语

甲烷作为一种重要的温室气体，以往一直受到人们的关注并得到广泛的研究，对其排放源与汇已基本确定。然而，自 2006 年 Keppler 等报道了植物在好氧条件下能释放甲烷的惊奇发现以来，甲烷排放源的研究再度成为人们关注的焦点。目前为止，一些研究发现植物排放甲烷具有很大的不确定性，不仅与植物种类、环境条件（如：光、温度、氧气及物理损伤）等诸多因素有关，而且可能与植物细胞壁的组成有关，因此难以估算植物排放甲烷的强度。由于植物排放甲烷的研究尚处于初始阶段，对排放甲烷的植物种类及其排放量、影响植物排放甲烷的环境和生理因素等方面还有待于进一步深入研究，以估算植物对全球甲烷排放的贡献，揭示好氧甲烷排放的机制，这对促进植物生理学的发展和重新认识植物在全球变暖中的作用，具有重要的学术意义。

〔参　考　文　献〕

Beerling DJ, Gardiner T, Leggett G *et al.*, 2008. Missing methane emissions from leaves of terrestrial plants [J]. *Global Change Biology*, **14**: 1—6

Bouwman AF, 1990. Exchange of greenhouse gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere [A]. In: Bouwman AF ed. Soils and the greenhouse effects [M]. Wiley: Chichester, 61—127

Bruggemann N, Meier R, Steigner D *et al.*, 2009. Nonmicrobial aerobic methane emission from poplar shoot cultures under low-light conditions [J]. *New Phytologist*, **182**: 912—918

Butenhoff CL, Khalil MAK, 2007. Global methane emissions from terrestrial plants [J]. *Environmental Science and Technology*, **41**: 4032—4037

Cao GM, Xu XL, Long RJ *et al.*, 2008. Methane emissions by alpine plant communities in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Biology Letters*, UK, **4**: 681—684

Cheng GP, Duan XW, Yang B *et al.*, 2008. Effect of hydroxyl radical on the scission of cellular wall polysaccharides in vitro of banana fruit at various ripening stages [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, **30**: 257—263

Crutzen PJ, Sanhueza E, Brenninkmeijer CAM, 2006. Methane production from mixed tropical savanna and forest vegetation in Venezuela [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, **6**: 3093—3097

do Carmo JB, Keller M, Dias JD *et al.*, 2006. A source of metjane from upland forests in the Brazilian Amazon [J]. *Geophysical Research Letters*, 33, L04809, doi: 10.1029/2005Gl025436

Dueck TA, de Visser R, Poorter H *et al.*, 2007. No evidence for substantial aerobic methane emission by terrestrial plants: a 13C-labelling approach [J]. *New Phytologist*, **175**: 29—35

Dueck T, van der Werf A, 2008. Are plants precursors for methane [J]. *New Phytologist*, **178**: 693—695

Feretti DF, Miller JB, White JWC *et al.*, 2007. Stable isotopes provide revised global limits of aerobic methane emissions from plants [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, **7**: 237—241

Frankenberg C, Bergamaschi P, Butz A *et al.*, 2008. Tropical methane emissions: A revised view from SCIAMACHY onboard ENVISAT [J]. *Geophysical Research Letters*, 35, L15811, doi: 15810.11029/12008GL034300

Frankenberg C, Meirink JF, van Weele M *et al.*, 2005. Assessing methane emissions from global space-borne observations [J]. *Science*, **308**: 1010—1014

Fry SC, 1998. Oxidative scission of plant cell wall polysaccharides by ascorbate-induced hydroxyl radicals [J]. *Biochemical Journal*, **332**: 507—515

Ghyczy M, Torday C, Kaszaki J *et al.*, 2008. Hypoxia-induced generation of methane in mitochondria and eukaryotic cells-an alternative approach to methanogenesis [J]. *Cellular Physiology and Biochemistry*, **21**: 251—258

He T, Wu XM, Jia JF, 2007. Research advances in morphology and anatomy of alpine plants growing in the Qinghai-Tibet plateau and their adaptations to environments [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27** (6): 2574—2583

Jamie Rodriguez, 2007. Aerobic methane production by banana plant [J]. *McPherson College Division of Science and Technology, Cantaurus*, **15**: 21—23, May (C)

Keppler F, Hamilton JTG, BraβM, 2006. Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions [J]. *Nature*, **439**: 187—191

Keppler F, Hamilton JTG, McRoberts WC, 2008. Methoxyl groups of plant pectin as a percursor of atmospheric methane: evidence drom deuterium labelling studies [J]. *New Phytologist*, **178**: 808—814

Kirschbaum MUF, Niinemets U, BruhnD 2007. How important

is aerobic methane release by plants [J]. *Functional Plant Science and Biotechnology*, **1**: 138—145

Kirschbaum MUF, Walcroft A, 2008. No detectable aerobic methane efflux from plant material, nor from adsorption/desorption processes [J]. *Biogeosciences*, **5**: 1551—1558, http://www.biogeosciencs, net/5/1551/

Kirschbaum MUF, Bruhn D, Etheridge DM *et al*., 2006. A comment on the quantitative significance of aerobic methane release by plants [J]. *Functional Plant Science and Biotechnology*, **33**: 521—530

Lowe DC, 2006. A green source of surprise [J]. *Nature*, **439**: 148—149

McLeod AR, Fry SC, Loake GJ *et al*., 2008. Ultraviolet radiation drives methane emissions from terretrial plant pectins [J]. *New Phytologist*, **180**: 124—132

Messenger DJ, McLeod AR, Fry SC, 2009. The role of ultraviolet radiation, photosensitizers, reactive oxygen species and ester groups in mechanisms of methane formation from pectin [J]. *Plant, Cell & Environment*, **32**: 1—9

Miller JB, Gatti LV, d'Amelio MTS *et al*., 2007. Airborne measurements indicate large methane emissions from the eastern Amazon basin [J]. *Geophysical Research Letters*, 34, L10809, doi: 10.1029/2006GL029213

Nisbet RER, FisherR, NimmoRH *et al*., 2009. Emission of methane from plants [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Boilogical Sciences*, **276**: 1347—1354

Ollivier B, Garcia JL, 1990. Thermophilic methanogenesis from pectin by a mixed defined bacterial culture [J]. *Current Microbiology*, **20**: 77—81

Ramaswamy V, Boucher O, Haigh J *et al*., 2001. Radiative forcing of climate change [A]. In: Houghton JT, Ding Y, Grigga DJ *et al*. eds, Climate Change 2001: The Scientific Basis, Contribution of Working GroupI to the Third Assessment Repot of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 349—416

Rusch H, Rennenberg H, 1998. Black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) trees mediate methane and nitrous oxide emission from the soil to the atmosphere [J]. *Plant and Soil*, **201**: 1—7

Sanhueza E, Donoso L, 2006. Methane emission from tropical savanna *Trachpogon* sp. grasses [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, **6**: 5315—5319

Scandalios JG, 1993. Oxygen stress and superoxide dismutases [J]. *Plant Physiology*, **101**: 7—12

Schimel JP, 1995. Plant transport and methane production as controls on methane flux from arctic wet meadow tundra [J]. *Biogeochemistry*, **28**: 183—200

Schweikert C, Liszkay A, Schopfer P, 2002. Polysaccharide degradation by Fenton reaction or peroxidase-generated hydroxyl radicals in isolated plant cell walls [J]. *Phytochemistry*, **61**: 31—35

Shannon RD, White JR, Lawson JE *et al*., 1996. Methane efflux from emergent vegetaion in peatlands [J]. *Chinese Journal of Ecology*, **84**: 239—246, doi: 10.2307/2261359

Sharkawi HM El, Sherif A, Zahoor A *et al*., 2009. Methane emission and its relations with plant parameters and dissolved oxygen in different rice genotypes [J]. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, **7** (2): 463—470

Sharpatyi VA, 2007. On the mechanism of methane emission by terrestrial plants [J]. *Oxidation Communications*, **30**: 48—50

Sinha V, Williams J, Crutzen PJ *et al*., 2007. Methane emissions from boreal and tropical ecosystems derived from on-situ measurements [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, **7**: 14011—14039

Terazawa K, Ishizuka S, Sakatac T *et al*., 2007. Methane emissions from stems of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* trees in a floodplain forest [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, **39**: 2689—2692

Vigano I, van Weelden H, Holzinger R *et al*., 2008. Effeet of UV radiation and temperature on the emission of methane from plant biomass and structural components [J]. *Biogeosciences*, **5**: 937—947

Wang ZP, Gulledge J, Zheng JQ *et al*., 2009. Physical injury stimulates aerobic methane emissions from terrestrial plants [J]. *Biogeosciences*, **6**: 615—621

Wang ZP, Han XG, Wang GG *et al*., 2008. Aerobic methane emission from plants in the Inner Mongolia steppe [J]. *Environmental Science and Technology*, **42** (1): 62—68